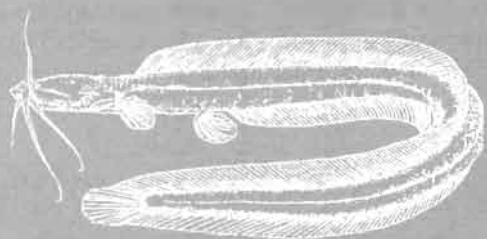


# **L**es stratégies démographiques .....



**L**e profil biologique et démographique d'une population se définit par un ensemble de traits biologiques tels que l'âge ou la taille à la première reproduction, le taux de fécondité, la durée de vie, le taux de mortalité de chaque classe d'âge, etc. Ce profil démographique traduit une certaine adaptation de la population à son environnement. La théorie des stratégies adaptatives repose en effet sur l'hypothèse que l'ensemble des traits démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques d'une population sont co-adaptés et modelés par la sélection naturelle.

**Comme les milieux changent continuellement, cet état d'adaptation n'est que provisoire, et la pérennité d'une espèce dépend de son aptitude à adapter sa stratégie démographique à de nouvelles conditions de l'environnement, de manière à maintenir des populations suffisamment importantes.**

### Allocation des ressources : contraintes et compromis

L'une des idées essentielles du concept de stratégie démographique est que les différents traits biologiques sont interdépendants. Un point fondamental est de savoir comment et jusqu'où un organisme va investir dans chacune des options biodémographiques pour optimiser l'utilisation des ressources et leur répartition entre ses divers besoins fondamentaux. En d'autres termes, sachant que tout organisme dispose d'un temps et d'une quantité d'énergie limités pour vivre et se reproduire, quel sera le partage idéal des ressources en temps et en énergie entre les besoins de croissance, de maintenance et de reproduction, afin que l'espèce optimise le succès de sa reproduction, par exemple ?

Les théories actuelles considèrent que l'évolution des traits biologiques est dans une large mesure affaire de compromis. Un accroissement du temps (ou de l'énergie) consacré à une activité ne peut se faire qu'aux dépens d'autres activités. Ainsi, pour une disponibilité identique de ressources, un accroissement de l'investissement dans la production de gamètes se fera au détriment de la croissance et de la formation de réserves, ce qui induit certainement une probabilité de survie plus faible. Inversement, en minimisant l'énergie nécessaire à la recherche et à la capture des proies, le poisson aura plus d'énergie à consacrer à la croissance et au métabolisme (HART, 1986). Cette notion de compromis est particulièrement importante dans les théories actuelles concer-

nant l'évolution des paramètres biologiques. Dans un contexte écologique donné, un organisme aura la possibilité d'effectuer divers compromis. La théorie fait l'hypothèse qu'il choisira la solution optimale, c'est-à-dire celle qui lui confèrera la meilleure adaptation possible aux conditions du milieu dans lequel il évolue.

Le principal objectif poursuivi dans l'étude des stratégies biodémographiques est donc de comprendre la valeur adaptative de paramètres biologiques comme la fécondité, l'âge à la première reproduction, les taux de survie et de mortalité, en relation avec les conditions de l'environnement dans lequel vivent ces populations. En d'autres termes, la pression sélective de l'environnement va modéliser la structure démographique d'une population, ainsi que les caractéristiques morphologiques et physiologiques des individus, et le pari est d'identifier les facteurs et les mécanismes responsables de la sélection de telle ou telle combinaison de traits biologiques ou démographiques (BARBAULT, 1981).

Cela pose clairement le problème des processus de sélection et des réponses biologiques dans le contexte des relations dynamiques entre populations et environnement. On suppose en effet que les systèmes biologiques contiennent des mécanismes suffisamment flexibles pour répondre aux fluctuations de l'environnement. SLOBODKIN et RAPOPORT (1974) ont illustré de manière imagée le problème d'un organisme confronté à un environnement en cours d'évolution : on peut considérer qu'il joue un jeu contre la nature, et son succès se mesure à la durée de la période durant laquelle il reste en jeu. En d'autres termes, un individu perd le jeu quand il ne peut se reproduire et une population perd le jeu quand elle s'éteint.

Mais dans quelle mesure les caractéristiques biologiques, comme la fécondité, ou le taux de mortalité à différents âges sont-ils susceptibles d'être modifiés par les changements dans l'environnement de l'individu ? La nature de la réponse adaptative dépend bien entendu de l'échelle de temps considérée par rapport au temps de génération. Cependant, il y a des limites à l'intérieur desquelles les adaptations sont possibles car il existe des contraintes que l'organisme ne peut entièrement transcender. Ces exigences peuvent résulter de l'histoire phylogénétique de l'espèce qui limite les options possibles. Elles sont également d'ordre génétique, sachant que toute évolution nécessite un certain degré de variabilité lié au génome. Elles peuvent être aussi d'ordre physiologique, mécanique ou écologique, de nature comportementale, pour faire face à un changement à court terme, ou de nature physiologique ou biochimique si le changement persiste. De manière générale, les poissons répondent à des changements de l'environnement de deux manières :

- ▶ par une plasticité phénotypique de nature comportementale et (ou) physiologique qui permet de compenser les changements de l'environnement ;
- ▶ à l'échelle de la population, il peut y avoir sélection de génotypes plus compétitifs face aux nouvelles conditions de l'environnement.

Au cours des générations successives, leur descendance va former une proportion plus importante de la population dont le pool génétique sera ainsi modifié par sélection naturelle.

## Une priorité : assurer sa descendance

La réponse des individus, dans la manière dont ils modifieront le partage de leur temps et de leurs investissements énergétiques face aux changements de l'environnement, va conditionner, en particulier au travers des effets sur la survie et la reproduction, leur succès reproducteur. Cette recherche de compromis entre différentes exigences biologiques aurait pour objectif d'optimiser la valeur sélective (*fitness*), c'est-à-dire la contribution relative d'un individu aux futures générations. Les individus ayant la plus grande valeur sélective sont ceux qui produisent le plus grand nombre de descendants par rapport aux autres individus de la population, moins bien adaptés. Ces individus qui fournissent la plus grande proportion de descendants ont également la plus grande influence sur les caractéristiques héréditaires de cette population (BEGON *et al.*, 1986). La survie, la fécondité ainsi que la durée de la vie reproductive sont les principales composantes de la « *fitness* » (WINEMILLER et ROSE, 1992).

## Les grands types de stratégies démographiques

Après les travaux de MACARTHUR et WILSON (1967), on a longtemps parlé de stratégies « *r* » et « *K* » qui font référence aux paramètres de la courbe logistique de croissance des populations, où *r* est la pente correspondant au taux de croissance de la population et *K* l'asymptote qui représente la capacité d'accueil de l'environnement. Les organismes développant des stratégies de type « *r* » sont ceux qui se reproduisent tôt, ont une forte fécondité et dont la descendance a une faible espérance de vie. Ce sont généralement des espèces pionnières qui colonisent les milieux peu favorables, où l'évolution des facteurs de l'environnement est difficilement prévisible, et qui ont une forte productivité. Inversement, les stratégies

de type « *K* » concernent les espèces qui vivent dans des environnements relativement stables et qui ont une reproduction tardive, une faible fécondité et une espérance de vie importante. Ils tendent à exploiter plus efficacement les ressources disponibles (fig. 48).

Cette classification constitue bien entendu une grande simplification de la réalité et beaucoup de poissons ont des stratégies vitales qui se situent entre ces deux extrêmes. Néanmoins, on observe généralement que les poissons peuplent les zones marécageuses ou les plaines d'inondation, où les conditions envi-

**FIGURE 48**  
Réponse  
des espèces  
aux conditions  
globales de milieu :  
exemple  
des poissons  
africains.

ZONE	Équatoriale	Tropicale
VARIATIONS SAISONNIÈRES	Faibles	Bien marquées
RÉGIME HYDROLOGIQUE	Faibles fluctuations	Fluctuations importantes
PONTE	Plusieurs dans l'année	Une fois par année
FÉCONDITÉ	Faible ou moyenne	Élevée
ALIMENTATION	Souvent spécialisée	Rarement spécialisée
SÉLECTION/STRATÉGIE	Principalement de type « <i>K</i> »	Principalement de type « <i>r</i> »

Périodique	Opportuniste	Équilibrée
Optimise la fécondité aux dépens de la survie des jeunes	Optimise le taux de croissance de la population par réduction du temps de génération	Optimise la survie des œufs et des jeunes par la pratique de soins parentaux
Maturation tardive à une taille moyenne ou grande Œufs petits et nombreux Ponte unique saisonnière	Maturation précoce à une taille petite Œufs petits ou moyens Pontes nombreuses	Maturation retardée à une taille petite ou moyenne Grands œufs peu nombreux Plusieurs pontes
Reproduction synchronisée avec les périodes les plus favorables à la survie des jeunes	Poissons vivant dans des milieux peu prévisibles ou espèces pionnières capables de repeupler rapidement après perturbation	Poissons vivant dans des milieux assez stables, soins parentaux très développés
Characidae ( <i>Alestes</i> ) Mormyridae ( <i>Mormyrus</i> ) Siluriformes Cyprinidae	Cyprinodontidae Petits Characidae Petits Cichlidae	Cichlidae Mormyridae Anabantidae
Femelles souvent plus grandes que les mâles, sans différences importantes de coloration	Mâles plus colorés que les femelles	Mâles en général plus grands et plus colorés que les femelles

ronnementales sont très variables, développent le plus souvent des stratégies de type « r », alors que les poissons habitant les milieux lacustres aux conditions plus stables, comme les grands lacs d’Afrique de l’Est, sont au contraire des stratèges de type « K » (SENTONGO, 1988).

Plutôt que de recourir aux stratégies « r » et « K », Balon (1985, 1990) distingue deux grands types de trajectoires ontogéniques. Dans le modèle de développement indirect, les œufs généralement petits et produits en grand nombre donnent naissance à des jeunes larves incomplètement développées, de petite taille, avec seulement un faible volume de vitellus qui est insuffisant pour produire le phénotype définitif. Dans le modèle de développement direct (*precocial*), les poissons produisent au contraire un nombre restreint d’œufs de grande taille, avec une grande quantité de vitellus qui permet le développement de l’embryon jusqu’à un stade avancé.

On a donc affaire ici à deux grands types de stratégies : le développement indirect consiste à produire un grand nombre d’œufs qui seront soumis à une forte mortalité, mais qui libéreront les parents pour d’autres activités dès la ponte, alors que le développement direct consiste à investir dans la survie d’un faible nombre d’individus, ce qui demande aux parents un investissement énergétique prolongé.

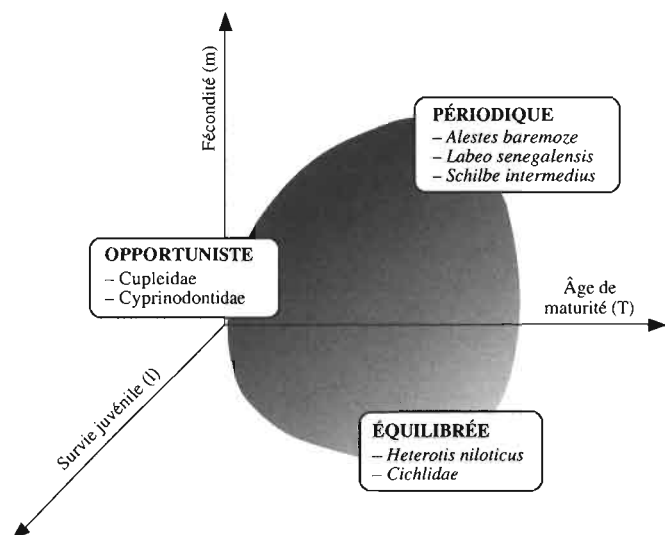
S’appuyant sur les travaux antérieurs, et considérant que la valeur sélective dépend de trois principales composantes démographiques, la survie, la fécondité et le synchronisme de la reproduction, WINEMILLER et ROSE (1992) ont proposé de distinguer trois grands types de stratégies vitales (tabl. XVIII). Ces stratégies s’inscrivent dans un continuum triangulaire (fig. 49) dont les extrémités sont caractérisées par l’optimisation d’une composante démographique aux dépens des deux autres.

**TABLEAU XVIII**

Caractéristiques biologiques des espèces appartenant aux trois grands types de stratégies démographiques (voir fig. 49).

**FIGURE 49**

Les grands types de stratégies démographiques chez les poissons (modifié d'après WINEMILLER et ROSE, 1992).



Les stratégies de type équilibré correspondent dans une large mesure aux stratégies « K » de MacArthur et Wilson. Ces espèces optimisent la survie juvénile par un investissement plus grand par rapport aux œufs (vitellus) et la pratique de soins parentaux. Ces stratégies sont souvent développées par des populations sédentaires vivant dans des milieux stables, comme beaucoup de Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est. C'est également le cas pour les Ariidae et les Osteoglossidae.

Les stratégies de type périodique sont mises en œuvre dans des milieux où la variabilité saisonnière et spatiale est relativement prévisible, et dans lesquels la sélection favorise les individus qui se reproduisent lorsque les conditions de l'environnement sont les plus favorables à la survie des jeunes. Les œufs sont nombreux et de petite taille, et la maturation est différée de telle sorte que la production d'œufs soit la plus abondante possible. La grande taille des adultes leur permet en outre de survivre durant les périodes peu favorables à la reproduction et de stocker l'énergie nécessaire à la production gonadique. Ce type de stratégie est souvent associé à des migrations de reproduction sur de plus ou moins longues distances, pour pondre par exemple dans les zones inondées saisonnièrement. Le Characidae *Alestes baremoze* a développé ce type de stratégie qui correspond pour partie à la stratégie de type « r ».

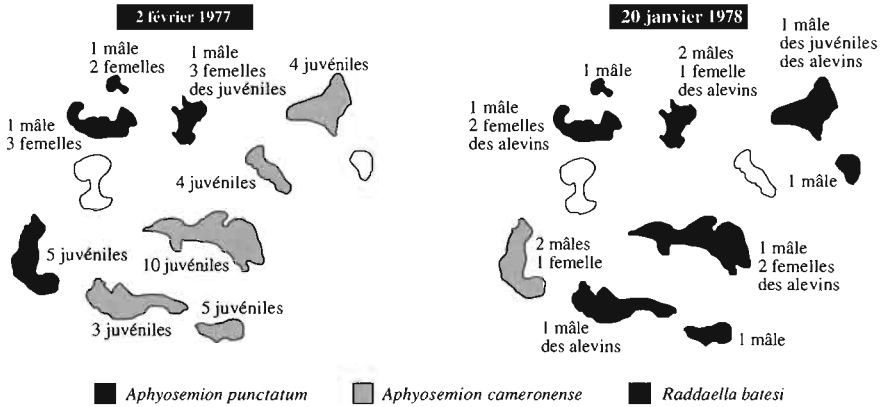
Enfin, les stratégies de type opportuniste sont mises en œuvre par des espèces qui favorisent la réduction du temps de génération, de manière à pouvoir coloniser plus rapidement les milieux et à maximiser le taux de croissance de la population. La maturation précoce, une petite taille, de faibles pontes mais nombreuses, qui peuvent en fin de compte correspondre à une fécondité élevée, caractérisent ce type de stratégie. Il s'agit également pour partie des espèces dites de type « r » ou correspondant au mode de développement indirect ci-dessus. Quelques espèces, notamment parmi les Cyprinodontidae, les petits Characidae, certains Cyprinidae, présentent des adaptations particulières

LES CYPRINODONTIDAE DU BASSIN DE L'IVINDO (GABON)

Huit espèces appartenant à cinq genres paraissent utiliser la même niche. Toutes sont sympatriques et diurnes, occupent le même habitat et se nourrissent principalement de petits insectes tombés des arbres environnants. Beaucoup de ces espèces pondent des œufs qui peuvent résister à l'assèchement<sup>1</sup>, ce qui leur permet de coloniser des milieux temporaires. Ces espèces, peu fécondes, ont la particularité d'émettre des phéromones spécifiques qui ont la faculté d'inhiber la reproduction des autres espèces. Ainsi, la première espèce qui colonise un nouveau milieu s'y développe et empêche en même temps l'installation des autres. La coexistence, *a priori* impossible, ne pourra en fait se réaliser que lors de bouleversements balayant le système, remettant à plat la distribution des différentes espèces. Cela se produit par exemple lors d'inondations ou à l'occasion du passage d'une troupe d'éléphants (BROSSET, 1982). La première espèce qui atteindra

une nouvelle collection d'eau occupera l'espace et empêchera d'autres espèces de s'y développer également (fig. 50). Les perturbations sont suffisamment fréquentes pour permettre que chaque espèce, à un moment ou à un autre, ait la faculté de trouver un espace en premier, faute de quoi il y aurait extinction. Cet exemple montre que la dimension temporelle est primordiale, puisque c'est la fréquence importante des perturbations qui garantit la pérennité des espèces et le maintien de la diversité du système.

<sup>1</sup> Cette diapause, plus ou moins longue (une durée de cinq années a été rapportée ; MUNRO et al., 1990), peut être occasionnelle et sans conséquence pour la survie des œufs. Mais, pour certaines espèces, la dessiccation des œufs est obligatoire pour permettre le développement ultérieur. Cette particularité de résistance à l'assèchement, bien connue des aquariophiles, permet à ceux-ci d'effectuer des échanges de matériel à sec par courrier.



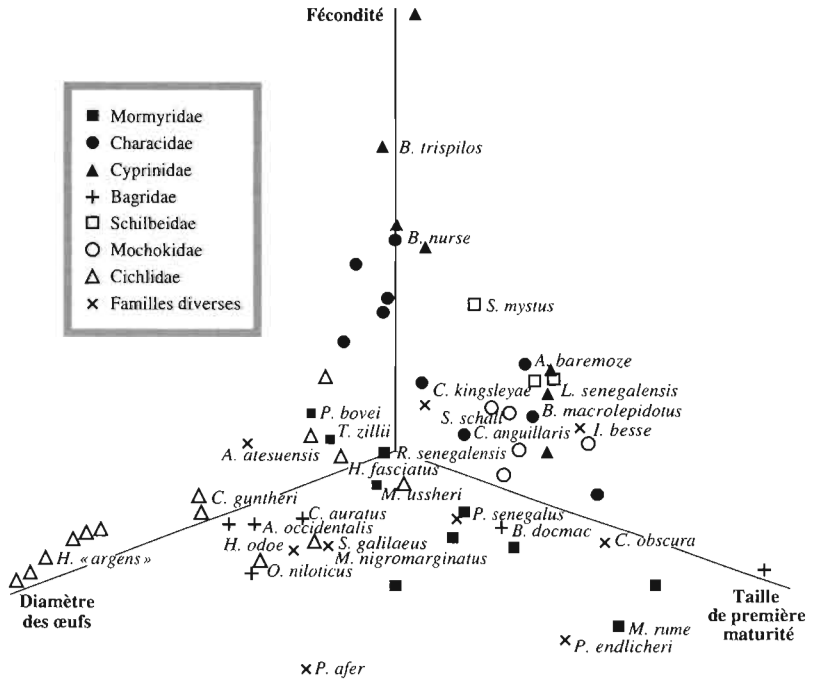
**FIGURE 50**  
 Cyprinodontidae du Gabon : partage de l'espace par exclusion mutuelle des différentes espèces dans des espaces restreints (empreintes laissées par les éléphants). Redessiné d'après BROSSET, 1982.

comme la diapause ou dormance, qui permettent, à un stade de développement particulier, de survivre à des conditions hautement défavorables au cours de leur vie.

L'identification de ces trois grands types de stratégies ne signifie pas pour autant que toutes les espèces puissent être classées dans l'une ou l'autre.

## Les poissons des eaux continentales africaines

**FIGURE 51**  
Stratégies  
démographiques  
de quelques espèces  
de poissons  
africains.



Beaucoup de poissons ont développé de nombreuses stratégies intermédiaires entre ces extrêmes. Cependant, il y a des compromis entre certains traits biologiques qui ne sont pas viables et qui sont éliminés par la sélection naturelle. Ainsi, la combinaison d'une maturation tardive, d'une faible fécondité et d'un faible investissement parental a peu de chances de se réaliser car de telles populations seraient éliminées rapidement en raison de leur compétitivité insuffisante. De même, les contraintes physiques et physiologiques sont telles qu'il n'est pas possible d'envisager que des compromis entre les caractéristiques biologiques aboutissent au « super-poisson » qui se reproduirait de manière précoce, avec une grande fécondité et une longue durée de vie (fig. 51).